Klimaänderung und Vegetationsentwicklung im eurasiatischen Norden.

Von

Constantin Regel, Graz.

(Eingegangen am 8. April 1949.)

1. Einleitung[1].

„Die gegenwärtige Verbreitung der Pflanzen ist nicht bloß bedingt durch die jetzt auf der Erde herrschenden klimatischen Bedingungen und die Bodenverhältnisse", so lautet eine der leitenden Ideen in ENGLERS schon 1879 erschienenem Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, eine Ansicht, die schon früher, wenn auch in anderer Form, von DE CANDOLLE ausgesprochen wurde. Nichtsdestoweniger wird von den meisten Pflanzengeographen und Pflanzensoziologen der Einfluß des Standortes auf die Verbreitung der Pflanzen und die Zusammensetzung der Pflanzenvereine oft überschätzt.

Pflanzen als Relikte und Vereine als Relikte zeugen von früheren Standortsbedingungen, die von den jetzt herrschenden verschieden sind. Außer den großen postglazialen Klimaschwankungen sind es die kleinen säkulären Klimaveränderungen, die sich vielleicht in die BRÜCKNERschen 35jährigen Klimaschwankungen einreihen lassen. Dort, wo, wie z. B. an der polaren Waldgrenze, ein äußerst labiles Gleichgewicht zwischen den Pflanzenvereinen herrscht, genügt oft eine geringe Klimaänderung, um das Vordringen des einen oder anderen Vereines zu begünstigen. Dasselbe ist auch an der Grenze zwischen Wald und Steppe der Fall. Da wir jetzt einer neuen Klimaänderung entgegengehen, so wollen wir untersuchen, wie sich diese auf die Pflanzendecke auswirken wird, worauf wir einige Betrachtungen anschließen werden, inwieweit sich frühere Klimaschwankungen auf die Pflanzendecke der Gegenden unweit der polaren Waldgrenze in Europa ausgewirkt haben.

---

[1] Vorliegende Arbeit wurde während meines Aufenthaltes im Geobotanischen Institut Rübel in Zürich durchgeführt, dessen Direktion ich hiermit meinen Dank für die mir zuteil gewordene Hilfe ausspreche.

2. Die Klimaänderung der Gegenwart.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß in den letzten 20 bis 30 Jahren die Subarktis und die Arktis des eurasiatischen Kontinents einer wärmeren Klimaperiode entgegengeht. Hier müssen wir hinzufügen, daß wir im Gegensatz zu GRIGORJEW (1946) die Grenze zwischen Subarktis und Arktis dort ziehen, wo die geschlossene Pflanzendecke der Tundravereine in eine offene übergeht, d. h., wo anstatt der Vereine aus Flechten, Moosen und Zwerg- und Spaliersträuchern, die mehr oder weniger dicht den Boden bedecken, oder Tundragestrüppe, die Kältewüste mit den Formen der Fleckentundra (siehe REGEL 1932) vorherrscht. Das Eintreten einer wärmeren Klimaperiode ergibt sich aus der Betrachtung des nördlichen Seeweges, der Nordostpassage, seit der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts. NORDENSKIÖLD, der im Jahre 1878 auf der Vega als erster das Kap Tscheliuskin umsegelte, mußte knapp vor Erreichung der Beringstraße überwintern. NANSEN wurde im Jahre 1893 östlich des Kaps Tscheliuskin durch Eismassen aufgehalten und mußte überwintern. Auch Baron TOLL blieb mit seiner Sarja 1901 im Eise bei den Neusibirischen Inseln stecken. WILKITZKI, der 1914 die umgekehrte Route einschlug, mußte unweit der Mündung des Jenissei überwintern, und AMUNDSENS Maud brauchte sogar zwei Überwinterungen, um von Europa nach Alaska zu gelangen.

Seitdem hat sich aber die Lage stark verändert. Die Erforschung des nördlichen Seeweges machte allerdings große Fortschritte, doch wurde diese durch die wesentlich geringeren Eismassen erleichtert, so daß die Durchfahrt in einer einzigen Schiffahrtsperiode gelungen ist, ohne daß man unterwegs überwintern mußte. Siehe hierüber auch die Darstellung von BREITFUSS (1930, 1925) und BISTRAM (1936/37). Solche Perioden geringer Vereisung gab es auch früher. BERG (1943) weist auf eine solche in der zweiten Hälfte des XVI. und anfangs des XVII. Jahrhunderts hin. Vorher im XIV. und im XV. Jahrhundert hatten wir es mit einem kalten Klima zu tun, noch früher, vom XI. Jahrhundert an, war das Klima milder, wofür uns ZIMMERMANN (1926) als Beispiel Grönland anführt, mit dem damals von Norwegen her Schiffahrtsverbindung bestand, auf dem sich norwegische Kolonien befanden, die später wieder eingingen. Auf einen außerordentlich starken Rückgang der mit Eis bedeckten Fläche seit 1920 weist auch BREITFUSS (1928) hin. 1932 gelang es einem Schiff zum ersten Mal in der Geschichte der Polarfahrten das Franz-Josef-Land zu umfahren.

Nicht nur die Eisverhältnisse, sondern auch die mittleren Jahrestemperaturen weisen auf ein wärmeres Klima in den letzten Jahrzehnten hin. Doch braucht man zu diesem Zwecke vieljährige Beobachtungsreihen an meteorologischen Stationen, die aber nur von wenigen Stellen im Norden erhältlich sind, da an den meisten Stationen die Beobachtungen zu kurz sind, als daß sie unseren Zwecken dienlich wären. Zu den wenigen

Stationen in der Arktis, über die wir verfügen können, gehört die auf 72° 31′ auf Nowaja Semlja gelegene Station Malyja Karmakuly, von der wir Beobachtungsreihen vom Jahre 1876 an besitzen. Eine Zusammenstellung, die E. TICHOMIROW (1938) machte und die wir in der Tabelle wiedergeben, zeigt, daß in der zweiten Periode, also von 1920 bis 1935, die einen Zeitraum von 15 Jahren umfaßt, die Mitteltemperaturen um 1,2° höher sind als in der ersten, die Jahre 1876 bis 1919 umfassenden Periode. Dabei sehen wir, daß die Erwärmung besonders auf die Wintermonate fällt, sowie, wenn auch in geringerem Grade, auf die Monate Juni und Juli.

Monate / Perioden	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Jahr
1876—1919	—14,9	—14,8	—15,6	—10,9	—4,4	1,4	6,4	6,4	2,8	—2,8	—9,3	—13,3	—5,8
1920—1935	—11,8	—12,2	—15,1	—11,4	—4,4	2,0	6,8	6,8	3,7	—1,8	—6,7	—11,7	—4,6
Differenz . .	3,1	2,6	0,5	—0,5	0,0	0,6	0,4	0,4	0,9	1,0	2,6	1,6	1,2

Daß diese von E. TICHOMIROW für Nowaja Semlja berechnete Erwärmung sich auch an anderen Stellen auswirkt, ersehen wir aus folgenden Angaben, die wir den Berichten einiger meteorologischer Stationen entnommen haben. Für Green Harbour auf Spitzbergen besitzen wir eine mit dem Jahre 1912 beginnende Beobachtungsreihe. In den Jahren 1912 bis 1919 betrug das Jahresmittel — 9,3°, in den Jahren 1920 bis 1933 jedoch — 5,7°. Allerdings ist die Beobachtungsreihe zu kurz, um ein mit den Angaben für Nowaja Semlja vergleichbares Zahlenmaterial zu erhalten. Dies ist jedoch mit der auf dem Kontinent im nördlichen Norwegen in 69° 58′ gelegenen Station Alten der Fall. Für die Jahre 1876 bis 1919 beträgt das Jahresmittel 0,6°, für die Jahre 1920 bis 1935 ist es jedoch 1,6, dasselbe Jahresmittel erhalten wir auch, wenn wir noch die Jahre 1936 und 1937 hinzunehmen.

In Vardö, das am Varangerfjord auf 70° 22′ gelegen ist, beträgt das Jahresmittel für die Periode 1876 bis 1919 0,74°, für die Periode 1920 bis 1935 jedoch 1,6°, nehmen wir jedoch noch die Jahre 1936 bis 1937 hinzu, so erhalten wir als Jahresmittel 1,7°.

Dazu haben wir noch einige kürzere Beobachtungsreihen von einer Reihe anderer Stationen.

Karasjok in Norwegisch-Lappland, in 133 m Höhe gelegen. Jahresmittel für 1890 bis 1919 — 2,6°, für die Jahre 1920 bis 1935 — 1,4°, für 1920 bis 1937 — 1,3°.

Inari in Finnisch-Lappland, 69° 6′ in zirka 153 m Höhe: 1890 bis 1920, nach KERÄNEN (1925) Jahresmittel — 2,1°; 1921 bis 1936, Jahresmittel — 0,5°.

Sodankylä in Finnisch-Lappland, 67° 22′, in 180 m Höhe, Jahresmittel 1890 bis 1920 nach KERÄNEN (1925) — 1,7°, für 1921 bis 1926 — 0,5°.

Kuusamo in Nordfinnland, 65° 57′, Höhe über 100 m. Jahresmittel für 1890 bis 1920 nach KERÄNEN (1925) — 1,0°, für 1921 bis 1936 — 0,4°.

Wir sehen also, daß nicht nur auf den arktischen Inseln, sondern auch auf dem Kontinente in den letzten Jahren wärmere Temperaturen zu beobachten sind.

Diese ansteigenden Temperaturen der Luft hängen nach TICHOMIROW mit einer erhöhten Luftzirkulation zusammen, als deren Folge auch die Zirkulation auf den Ozeanen verstärkt wird, so daß sich ein stärkerer Zustrom der warmen Gewässer des Atlantischen Ozeans ins Eismeer bemerkbar macht und damit ein stärkeres Abströmen der kalten Wassermassen durch die ostgrönländische Strömung stattfindet. Die höheren Temperaturen an der Oberfläche des Ozeans rufen, wir folgen hier GRIGORJEW (1946), eine Erwärmung der über dem Ozean befindlichen Luft hervor, die auch in erwärmtem Zustand auf das Festland gelangt. Dieser Einfluß des Meeres auf das Klima des Festlandes macht sich am meisten im Winter bemerkbar, wodurch sich auch die höhere Erwärmung des Klimas im Winter im Vergleich zu dem des Sommers erklären läßt.

WAGNER (1940) gibt eine Tabelle der Temperaturänderungen für die Perioden 1873 bis 1902 und 1903 bis 1932 auf Grund von Zahlenmaterial, daß er KIRDE (1938) entnimmt, der für die ganze nördliche Halbkugel den Beweis einer Abnahme der Jahresschwankungen der Temperatur seit einer Reihe Jahrzehnte erbringt. Aus dieser Tabelle ist eine Zunahme der Jahresmittel für die letztere Periode ersichtlich. In Haparanda beträgt sie + 1,0°, in Vardö + 0,8°, Zahlen, die von den von uns angegebenen Zahlen nicht allzu verschieden sind. In Upernivik auf Grönland ist sie sogar + 1,6°, an einigen Küsten- und Inselstationen ist sie jedoch nicht gestiegen oder sie ist sogar gefallen, ebenso in Moskau um — 0,2°, was auf eine ungleichmäßige Klimaänderung hinweist.

Aber auch die Untersuchung der Temperatur des Meereswassers bestätigt, daß in den letzten Jahrzehnten eine Periode der Erwärmung der arktischen Gewässer eingetreten ist. Ein Vergleich der Ergebnisse der hydrologischen Untersuchungen der Murmanexpedition von KNIPOWITSCH und BREITFUSS in den Jahren 1900 bis 1906 mit denen der Biologischen Murman-Station (1921 bis 1928), des Ozeanographischen Instituts (1929 bis 1933) und des Arktischen Instituts (1934) zeigt nach ZUBOW (1935), eine Erwärmung der Atlantischen Strömung gegenüber den ersten sechs Jahren dieses Jahrhunderts.

	Mittlere Temperatur der Nordkapströmung	
	Mai	August
1900 bis 1906	2,16°	3,94°
1921 bis 1934	2,84°	4,64°
Temperaturunterschied	0,68°	0,70°

Die Temperatur des Meerwassers untersuchte auch SCHOKALSKI (1936), der zum Ergebnis gelangt, daß die Erwärmung des Polargebietes 1921 begonnen hat.

Einen weiteren Beweis für eine Klimaverbesserung in den letzten Jahrzehnten bilden die im östlichen Sektor der Arktis weit verbreiteten merkwürdigen Hümpel, die von vielen Reisenden im nördlichen Teil des Jakutengebietes und auf den neusibirischen Inseln beschrieben wurden und die, wie es sich jetzt herausstellt, vom Beringsmeer bis an die Ostküste des Weißen Meeres verbreitet sind. Es sind hügelartige Gebilde, deren Entstehung an den schmelzenden Schnee und an Erosionsprozesse gebunden sind, die sich mit der Klimaverbesserung verstärkt haben. Jedenfalls wurden solche Hümpel, Baidsharachi genannt, von BIRULA, der im Jahre 1901 die Expedition von TOLL begleitete, auf der Halbinsel Taimyr nicht beobachtet, im Gegensatz zu B. TICHOMIROW (1948), welch letzterer sie im Jahre 1946 in großer Menge beobachtete und hierauf den Schluß zog, das wärmere Klima habe das Auftreten dieser Hümpel dort bewirkt, wo sie früher fehlten.

Es gibt noch weitere Beweise für eine Erwärmung der Arktis: das Zurückgehen des Bodeneises, z. B. bei Mesen (BERG 1935 nach WAGNER 1940), das Erscheinen von Fischen südlicherer Gegenden im Norden, wie des Dorsches an der Westküste von Grönland (siehe WAGNER 1940) oder im Karischen Meer (DUBROWSKI 1941) usw., auf die wir hier nicht eingehen können.

Auf Grund des hier Dargelegten ersehen wir, daß eine Erwärmung des Klimas im nördlichen Teil unseres Kontinents und in der eigentlichen Arktis, auf den Inseln des Eismeeres, ohne Zweifel eingetreten ist und noch andauert. Es wird sich aber um eine der kleineren Wärmeperioden handeln und nicht um eine der großen postglazialen Klimaschwankungen, wie sie von zahlreichen Forschern untersucht worden sind.

Kleinere Klimaschwankungen können, da sie zudem nicht lange genug andauern, keine größere Verschiebung der Landschaftszonen hervorrufen, sie können aber den Verlauf der im Boden vor sich gehenden Prozesse und den Gang der Sukzession in der Vegetationsdecke beeinflussen. Wenn wir mit dem Boden beginnen, so wird eine Klimaverbesserung die Podzolierungsprozesse an der polaren Waldgrenze begünstigen und die in der Arktis herrschenden Bodenformen zurückdrängen, von denen vor allem die Polygonböden oder Fließböden die charakteristischesten sind. In der Subarktis sind diese letzteren allerdings noch wenig verbreitet und kommen fast nur auf größeren Erhebungen vor, auf denen das Klima dem Klima der Arktis ähnlich ist. So ist z. B. auf der Halbinsel Kola die Fleckentundra in der Ebene nur in deren östlichem Teile häufiger verbreitet, wo REGEL (1941) als vorherrschende Pflanzen *Empetrum nigrum* und *Vaccinium uliginosum* aufzählt und ZINSERLING

(1935) sogar eine „Zwergsträucher-Fleckentundra mit dominierendem *Empetrum nigrum*“ aufstellt. Es ist aber nicht die gleiche Fleckentundra, die z. B. Regel (1932) auf Nowaja Semlja beschreibt und die von zahlreichen Reisenden im nördlichen Sibirien beobachtet wurde.

Neben den Podzolierungsprozessen, die auch in der Subarktis vorkommen, hier jedoch bedeutend weniger intensiv sind als in der Zone der Wälder, sind es die Ansammlungen von Torf und von Rohhumus, die in der Subarktis und im nördlichen Teile der Nadelwaldzone verbreitet sind und die der eigentlichen Arktis fehlen. Jedenfalls kommen hier die Sphagnummoose nicht mehr vor, die schon jenseits der polaren Waldgrenze allmählich verschwinden und die Ansammlungen von Trockenhumus sowie die Aapa- und Hümpelmoorkomplexe sind ebenfalls nicht mehr vorhanden.

Bei einer Klimaverbesserung, die eine Intensivierung des Wachstums der Moose und höheren Pflanzen begünstigt, wird naturgemäß die Torfschicht mächtiger werden, und es werden Torf- und Rohhumusböden dort entstehen, wo es solche bis jetzt nicht gegeben hat.

Eine Klimaverschlechterung wird naturgemäß den entgegengesetzten Prozeß auslösen. Die arktischen Böden breiten sich aus, die nackten Flecken der Polygon- und Fließböden werden größer und treten dort auf, wo es bis dahin keine gegeben hat, die Podzolierung wird geringer, auch die an die Intensität des Wachstums der Pflanzen gebundene Bildung des Rohhumus und der Torfböden nimmt ab. Als endgültiges Resultat ergibt sich eine Durchdringung der einen und der anderen zonalen Bodentypen, die durch die Klimaänderung verschoben werden. Das Vorhandensein von Polygonböden unweit der polaren Waldgrenze kann z. B. das Ergebnis einer früheren Klimaverschlechterung sein, kann als ein Relikt aus einer kälteren Periode gedeutet werden, das noch nicht endgültig verschwunden ist. Podzolböden, wie wir sie im Norden in Gegenden finden, in denen jetzt keine Podzolierungsprozesse mehr vorkommen, können ebenfalls als Relikte, aber aus einer wärmeren Klimaperiode, gedeutet werden, ebenso Torfböden und begrabene Moore dort, wo jetzt kein Torf mehr gebildet wird.

Ähnlich verhält es sich auch mit der Vegetation, wenn wir die Berichte älterer, z. B. Schrenck (1854), Middendorff (1864), und neuerer Reisender über den Verlauf der polaren Waldgrenze miteinander vergleichen. Die einen, wie z. B. Tanfiljew (1911), wie Pohle (1903), Kuznetzow (1916), Regel (1941) sind der Meinung, daß die polare Waldgrenze sich auf Kosten des Waldes nach Süden hin ausbreitet. Nur über die Ursachen sind sie nicht im klaren. Tanfiljew behauptet allerdings, daß eine merkliche Verschlechterung des Klimas in historischer Zeit nicht bewiesen sei, das Vorrücken des Waldes lasse sich durch Versumpfen der Waldränder erklären. Pohle sagt, diese werde durch das

Fällen der Bäume durch die nomadisierende Bevölkerung begünstigt, nach SCHRENCK und MIDDENDORFF sind es die ungünstigen klimatischen Verhältnisse, infolge derer die Bäume an der Waldgrenze absterben, REGEL (1941) meint, die Versumpfung sei ein natürlicher Vorgang, begünstigt durch den äußerst lichten Baumbestand der nordischen Wälder, in die die lichtliebenden *Sphagna* leicht eindringen und dadurch die Versumpfung des Waldrandes einleiten können. Anderseits ist es der Mensch, der durch Lichten der Wälder und Vernichten der Wälder die Ausbreitung der Vereine der trockenen Tundraböden fördert. Doch daß dabei eine merkliche Klimaverschlechterung beteiligt sein könnte, wird von ihm verneint. An der Indigirka wurde von CHELOUDIAKOVA (1938) kein Zurückweichen des Waldes vor der Tundra beobachtet, außer durch Versumpfung des Waldes, wodurch die größeren Bäume absterben.

Diesen Anschauungen stehen die Berichte der Reisenden in neuerer Zeit entgegen, die von einem Vorrücken des Waldes in die Tundra hinein berichten und dieses Vorrücken durch Klimaverbesserung erklären, wie z. B. GRIGORJEW (1946) in der Großlandtundra und AARIO (1941) im Gebiete von Petsamo. Diese Widersprüche, so sagt GRIGORJEW, lassen sich nur dadurch erklären, daß seit ungefähr 1919 das Klima im Norden wärmer wird, was auch die von uns angeführten klimatischen Angaben bezeugen. Auch im nordwestlichen Alaska ist nach GRIGGS (1934) der Wald im Vorrücken begriffen. Bei Kodiak scheint der Wald von einem Gebiete Besitz zu ergreifen, das früher nie bewaldet gewesen, auch an anderen Stellen von Alaska ist die polare Waldgrenze nicht statisch, sondern beweglich und rückt in die Tundra vor.

Auch in dem Alaska gegenüberliegenden Gebiete am Anadyr rückt nach TULINA (1936) der Wald auf die Tundra vor und noch weiter im Westen, an der Chatanga, wird von der gleichen Verfasserin (1937) auf Grund des Wuchses der Lärche, auf eine Klimaverbesserung geschlossen, die schon 100 Jahre andauert.

Im Gegensatz hierzu steht die Baumgrenze in den nördlichen Rocky Mountains, die in ein hauptsächlich durch Feuer entwaldetes Gebiet vorrückt, wo eine merkliche Klimaänderung nicht festgestellt werden kann (GRIGGS, 1938).

Wie wird sich die Klimaverbesserung auf die Vegetation an der polaren Waldgrenze in Europa auswirken? Über den jetzigen Zustand in Petsamo macht uns AARIO (1941) einige Angaben, aus denen wir ersehen, daß sich Birkenjungwuchs an solchen Stellen ausbreitet, an denen die Birkenbestände schon seit Jahrzehnten verschwunden sind. Allerdings sind es solche an der polaren Birkenwaldgrenze, die, wie z. B. auf der Fischerhalbinsel, nach AARIO von den Fischern abgeholzt wurden. Daß die Birke hier früher weiter verbreitet war und durch den Menschen

vernichtet wurde, ersieht man aus dem Reisebericht von Böthlingk (1840) und von N. Andrejew (1900), die von Birkenwäldchen auf den Landengen zwischen der eigentlichen Fischerhalbinsel und dem Festlande sprechen, während Regel hier nur Birkenstümpfe vorfand. Es ist also die Wiedergewinnung des alten Verbreitungsgebietes der Birke auf dieser Halbinsel. Was die südlich der Birkenzone vorkommenden Nadelwälder anbelangt, so fehlen nach Aario zirka 100 Jahre alte Kiefern fast völlig, da in den entsprechenden Jahren keine Verjüngung eingetreten war. Die jüngeren Altersklassen sind jedoch verhältnismäßig reichlich vertreten, die Kiefer erzeugt auch an der Waldgrenze reifen Samen und die Kiefernpflanzen breiten sich sogar bis über die Birkengrenze hinweg aus. Die Kronen der Fichten lassen erkennen, daß sie in den letzten Jahren verhältnismäßig gut gewachsen sind, aber die vorausgegangenen Zeiten haben an ihnen Anzeichen einer ungünstigen Entwicklung hinterlassen. Hier müssen wir bemerken, daß die Fichtengrenze in Petsamo weit hinter der Kiefergrenze verläuft, daß jedoch einzelne Fichten nördlich der Grenze der Fichtenwaldgruppen vorkommen können, wie aus der Karte bei Aario (1940) ersichtlich ist, auch hat Regel im Jahre 1911 beim damaligen oberen Petschenga-Kloster eine junge Fichte beobachten können, die ihm als Rarität gezeigt wurde, ein Standort, der bei Aario nicht vermerkt ist. Petsamo entspricht dem russischen Petschenga.

Auch Hustich (1940, 1948) weist auf ein wärmeres Klima in Lappland in der letzten Zeit hin, insbesondere seit 1917 sei es für den Baumwuchs günstiger geworden, und weiter im Süden habe es die Tendenz, kontinentaler zu werden, was mit dem weiter zu erwähnenden Austrocknen der Weißmoore übereinstimmt. Er, sowie andere Forscher, wie Blüthgen (1938) und Söyrinki (1938), geben an, daß junge Kiefernpflanzen auch jenseits der polaren Waldgrenze in der Tundra vorkommen, auch auf dem Gebirge treten sie oberhalb der alpinen Baumgrenze auf.

Alle diese Beobachtungen aus den Jahren vor dem letzten Kriege widersprechen den von Regel in den Jahren 1911 bis 1913 auf der Halbinsel Kola, also in nächster Nachbarschaft mit dem Gebiet von Petsamo, gemachten Beobachtungen, die wir kurz (siehe Regel 1941) wiedergeben wollen. Vor allem zeichnen sich die Wälder durch eine äußerst schwache Entwicklung des Jungwuchses aus, sowie durch das Fehlen eines Jungwuchses von verschiedenen Altersklassen, da der Jungwuchs in einem Walde, falls er vorhanden, immer gleichen Alters ist. Den reichsten Jungwuchs findet man in den zwergstrauchreichen Waldvereinen, d. h. in solchen, in deren Feldschicht *Vaccinium Myrtillus*, *Empetrum nigrum*, *Calluna vulgaris* u. a. vorherrschen, die geringste jedoch dort, wo in großer Menge Flechten verbreitet sind. Diese schwache Entwicklung des Jungwuchses in den Wäldern an der polaren Waldgrenze, ja dessen Fehlen,

und die höchst unregelmäßige Verbreitung lassen sich nur mit Hilfe der Samenjahre erklären, die von RENVALL (1912) im nördlichen Finnland festgestellt wurden, allerdings nur an der Kiefer, die jedoch auch bei anderen Bäumen vorkommen werden. Jedenfalls haben KUJALA (1927), KIHLMAN (1890), GRIGORJEW (1924) bei der Fichte in den nordischen Wäldern eine äußerst schwache Besamung festgestellt und NEKRASOWA (1948) weist darauf hin, daß auf der Halbinsel Kola die Samenjahre nur alle 6 bis 7 Jahre eintreten und in der Zwischenzeit der Ertrag an Samen so gering ist, daß er unberücksichtigt werden kann. Da jedoch die Anzahl der Zapfen auf jedem Baume nur ganz gering ist im Vergleich zu der in mehr südlicheren Gegenden, die Zapfen infolge der großen Luftfeuchtigkeit sich nur wenig öffnen, stark durch Harz verklebt sind und sogar in samenreichen Jahren verschiedene Schädlinge bis zu drei Viertel des Ertrages vernichten, so erreichen im Norden nur wenige Samen je Hektar den Boden, gegen mehrere Millionen, wie es im Süden der Fall ist. Doch auch von diesen keimt nur die Hälfte, so daß nach Berechnung der obengenannten Verfasserin nur 100 bis 150 Samen auf einen Hektar entfallen, ein Betrag, der für eine natürliche Verjügung des Waldes viel zu gering ist.

RENVALL fand, daß an der Polargrenze des Waldes die Kiefer nur alle 100 Jahre einmal Samen trägt, die keimfähig sind, doch nicht von der Waldgrenze entfernt treten Samenjahre schon alle 10 bis 20 Jahre auf. Auch „ohne Mitwirkung allgemein klimatischer Veränderungen, nach an und für sich nicht vernichtenden äußeren Eingriffen“ kann eine „andauernde Depression der Waldgrenze der Kiefer eintreten“.

Jedoch nicht nur bei den Bäumen, sondern auch bei den kleineren Gehölzen und auch bei Kräutern läßt sich eine Abnahme der Samenproduktion, ja sogar ein Schwinden derselben im Norden feststellen. RENVALL (1912) erwähnt als solche die arktische Himbeere, *Rubus arcticus*, die in den Gegenden unweit der polaren Waldgrenze blüht, aber keine Früchte trägt. *Empetrum nigrum* war am Neiden-Flusse nördlich des Inari-Sees fast immer steril, während an geschützten Stellen reichlich Beeren vorkommen, was jedoch nicht heißen will, daß die Samen in diesen Früchten auch wirklich keimfähig sind. Auf Nowaja Semlja vermehren sich Pflanzen, wie *Vaccinium Vitis idaea*, *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *Rubus Chamaemorus*, nur vegetativ, da sie keine Früchte tragen. Übrigens handelt es sich bei manchen dieser Pflanzen um solche Arten, die hinsichtlich ihrer zytologischen Struktur von den in südlicheren Breiten wachsenden verschieden sind. So ist nach HAGERUP (1933) das in den Wäldern verbreitete *Vaccinium uliginosum f. genuina* eine tetraploide Form des in der Arktis verbreiteten *Vaccinium uliginosum f. microphyllum*, woraufhin TICHOMIROW (1946) die Ansicht ausspricht, daß letztere die primäre Form sei, die während der Eiszeit in

der Arktis ausgedauert hat, während die zweite erst später entstanden und in die Arktis in einer späteren Klimaperiode eingewandert ist.

Eine Erhöhung der Jahrestemperatur, wie wir sie jetzt in der Subarktis und in der Arktis beobachten, wird vor allem einen Einfluß auf die Samenreife der Pflanzen haben. Bei der Kiefer werden die Samenjahre nicht mehr alle 100 Jahre einmal auftreten, sondern alle 10 bis 20 Jahre, auch bei den anderen Baumarten wird es ähnlich sein, worauf auch SOCZAVA (1941) hinweist. Jedenfalls wird sich Jungwuchs dort einstellen, wo ein solcher bis jetzt fehlte, und dieser Jungwuchs wird, falls die Erwärmung längere Zeit andauern sollte, verschiedene Jahresklassen aufweisen, so wie man sie auch in den Wäldern südlicherer Breiten beobachten kann. Auch die an der polaren Waldgrenze vorkommenden Zwerg- und Spaliersträucher werden in erhöhtem Maße reife Samen haben, wodurch die Zusammensetzung der Feldschicht der an der polaren Waldgrenze vorkommenden Pflanzenvereine beeinflußt wird. Zugleich wird aber auch die Besamung der längs der Waldgrenze verbreiteten Tundraflächen einsetzen und damit auch die Waldgrenze weiter nach Norden vorrücken. Doch hängt dieses alles von der Dauer der wärmeren Klimaperiode ab.

Um welche Pflanzenvereine es sich hier handelt, läßt sich aus den Angaben in der Literatur ersehen.

Vor allem sind es die Waldinseln, die schon von SCHRENCK (1848), dann von POHLE (1903, 1908), ANDREJEW (1934), sowie auch von RAMSAY und POPPIUS (1903/04), von TANFILJEW (1911), von SUSLOW (1935), von SAMBUK (1932) und anderen beschrieben werden. Doch handelt es sich in allen diesen Fällen nie um die Waldinsel als Pflanzenverein, sondern um die Waldinsel als Landschaft, MARKUS (1926) würde sagen als Naturkomplex. Daher ist die Pflanzendecke einer solchen Waldinsel selten einheitlich, sondern besteht meist aus verschiedenen Assoziationen, wie aus den von REGEL (1941) gegebenen folgenden Beispielen von der Halbinsel Kola ersichtlich ist.

a) *Betuleto-Piceetum cladoniosum* + *Sphagnetum empetrosum* + *Dicranietum elongati lichenosum.*

b) *Betuleto-Piceetum cladoniosum.*

c) *Betuleto-Piceetum cladoniosum* + *Betula nana, Sphagnum.*

Was uns hier sowie auch auf anderen Waldinseln auffällt, ist, daß es lichte Wälder sind, bestehend aus Fichten und Birken mit einer Bodenschicht aus Flechten. Dazu kommen noch die gewöhnlichen Zwerg- und Spaliersträucher hinzu, wie *Vaccinium Myrtillus, Vaccinum Vitis idaea, Empetrum nigrum,* dann auch *Vaccinium uliginosum, Cornus suecica, Linaaea borealis.* Die gleichen Arten finden wir auch auf den unbewaldeten trockenen Böden der ebenen Tundra, soweit diese nicht von Vereinen der Moore bedeckt ist. Die gleiche Vegetation wie die der

Waldinseln, weist auch der geschlossene Wald unweit der Waldgrenze auf, nur daß mit zunehmender Dichte des Baumbestandes die Zwergsträucher zunehmen und die Flechten abnehmen, umsomehr als es Waldinseln auch inmitten der großen in die Nadelwälder sich erstreckenden Moore gibt.

Eine Klimaverbesserung, wie sie jetzt zu beobachten ist, wird vor allem einen dichteren Jungwuchs hervorrufen und damit eine erhöhte Dichte des Baumbestandes, wodurch die lichtliebenden *Cladonien* zurückgedrängt werden, um den Zwerg- und Spaliersträuchern Platz zu machen. Auch wird eine Bewaldung der bis jetzt unbewaldeten trockenen Tundraböden einsetzen, soweit diese noch nicht versumpft sind und bei der größeren Dichte des Baumbestandes an der Waldgrenze und auf den Waldinseln muß die natürliche Ausdehnung der Moore durch Versumpfung nachlassen. Ähnliches wird man auch dort beobachten können, wo die Waldgrenze von der Birke allein gebildet wird. Daß sich diese wieder ausbreitet, allerdings an Stellen, an denen sie vom Menschen vernichtet wurde, berichtet uns Aario (1941). Aber auch über die polare Grenze des Birkenwaldes hinaus wird sich die Birke ausbreiten, sobald die Samenjahre infolge der Klimaverbesserung häufiger auftreten. Als Ergebnis dieser Vorgänge wird die Birke in den an der polaren Waldgrenze und an waldfreien Stellen vorkommenden, aus Zwerg- und Spaliersträuchern bestehenden heideartigen Vereinen auftreten, dem *Vaccinietum Myrtilli alpinum*, dem *Vaccinietum Myrtilli ericinosum*, dem *Phyllodoceetum coeruleae*, die z. B. von Regel auf der Halbinsel Kola beschrieben werden. Aber auch in die aus Flechten bestehenden Vereine, wie z. B. der trockenen Tundraböden, wie z. B. in das *Cladonietum alpini ericinosum* und das *Cetrarietum nivalis* werden die Bäume eindringen, vielleicht zuerst aber die Zwergsträucher und die Spaliersträucher, die überall unweit der polaren Waldgrenze in den Vereinen der trockenen Tundraböden vorkommen und deren Wachstum und Verbreitung mittels Samen bei der Klimaverbesserung einen neuen Auftrieb erhält.

Die polare Waldgrenze, wie sie vor der jetzigen Klimaverbesserung verlief, war das Ergebnis einer früheren wärmeren Klimaperiode. Damals rückten die Bäume bis zu ihrer klimatischen Grenze vor, da die Samenjahre häufig genug auftraten, um eine genügende Vermehrung der Gehölze zu gewährleisten. Bei der darauf eintretenden Klimaverschlechterung blieb die Waldgrenze erhalten, doch infolge der dabei auftretenden seltenen Samenjahre unterblieb die Vermehrung der Gehölze oder wurde stark behindert. Die Tundra breitete sich aus, wie wir es geschildert haben, die Waldinseln zeugen von der früheren Ausbreitung des Waldes. Es ist ein Vorgang, der in vielem den Vorgängen an der alpinen Waldgrenze analog ist, nur mit dem Unterschied, daß in den Gebirgen die Ausbreitung der waldlosen Vereine durch Versumpfung infolge des Reliefs,

das einer Ausbildung großer Moore hinderlich ist, ganz oder nahezu unterbleibt.

Auch auf den feuchten Tundraböden, den Mooren, macht sich die Klimaverbesserung bemerkbar. So weist Aario (1941) darauf hin, daß einige Weißmoortypen, auf denen noch verhältnismäßig spät durch starke Regelation eine Vernichtung der Moosdecke eingetreten ist, wodurch moosfreie Rimpi-artige Typen entstanden sind, wieder mit Torfmoosen bewachsen. Auf den *Eriophorum vaginatum* und auf den *Scirpus caespitosus* Weißmooren mit torfschlammiger Oberfläche breitet sich *Sphagnum compactum* aus. Andere Rimpi-artige Weißmoortypen bedecken sich u. a. mit *Sphagnum Lindbergii* und die Braunmoore wiederum mit Braunmoosen. Auf den Reisermooren, auf denen häufig die torfbildenden Moose von den Flechten zurückgedrängt wurden, dringt wieder *Sphagnum fuscum* vor. In der Verlandungszone der Wasserbecken setzt nach der Regelationsperiode eine erneute Zunahme der Verlandungserscheinungen ein. Der gleichmäßig diffuse Rand des Wasserseggenbestandes, reichlicher submerser *Drepanocladus fluitans* und *Menyanthes* bezeugen, so sagt Aario, die gegenwärtige Schwäche der Regelation.

Auch zeigt Aario auf einer Abbildung einen torfgründigen, steil abgeböschten, früher durch Regelation stark bearbeiteten Weiher, der heute von zusammenhängendem *Sphagnum Dusenii* bedeckt ist. Das wärmere Klima begünstigt den Wuchs der in den Mooren der Tundra in ihrer Entwicklung gehemmten *Sphagna*. An Stelle der Tundramoore mit ihren aus *Dicrana* und *Polytrichum* bestehenden Assoziationen, die sich schließlich mit Krustenflechten überziehen (siehe z. B. Regel 1941) entstehen Moore, die den Aapamooren des Waldgebietes nahestehen. Auch die Sphagna der Hümpelmoore, die unweit der polaren Waldgrenze verbreitet sind (siehe die Karte bei Regel 1941) und die sowohl in der Zone der Wälder als auch in der der Tundra vorkommen, und deren Oberfläche mit dem *Dicranietum elongati*, dem *Ochrolechietum tartareae*, dem *Rubetum Chamaemori* u. a. bedeckt ist, erwachsen zu neuem Leben. Wenn bis jetzt über die Entstehung dieser Moore nur Vermutungen angestellt werden, sicher ist, daß die auf ihnen bemerkbaren Erosionserscheinungen mit dem Eintreten einer ungünstigen Klimaperiode erklärt werden können, durch einen Stillstand des Wachstums der *Sphagna*, die bei einer Klimaverbesserung wieder zu wachsen beginnen. Die Hümpelmoore bilden ja den äußersten Vorposten der an die Waldzone gebundenen Moorkomplexe gegen das Tundramoor hin. Es ist nicht unmöglich, daß deren Entstehung und Verbreitung durch das infolge der Klimaschwankungen aufgehaltene und dann wieder geförderte Wachstum der *Sphagnum*moose erklärt werden kann. Denn das Optimum der *Sphagna* liegt in der Zone der Wälder nicht in der waldlosen Tundra, in der sie weiter nach Norden gänzlich verschwinden.

Nicht nur auf den Mooren an der polaren Waldgrenze, auch weiter im Süden macht sich die Klimaverbesserung merkbar, wie aus der Darstellung bei BRANDT (1948) ersichtlich ist, demzufolge an der Küste des Bottnischen Meerbusens, südlich von Vaasa, eine Invasion der *Sphagna* zu beobachten ist, als Zeugnis für das Austrocknen der wäßrigen Weißmoore. Die gegenwärtige Entwicklung wird durch eine zur Abtrocknung führende Entwicklung gekennzeichnet und ein Klimatyp, der vom heutigen abweicht, bestimmte noch bis vor kurzem die Richtung der Entwicklung der Moore.

Der Wechsel zwischen einer kälteren und einer wärmeren Klimaperiode bewirkt eine Durchdringung der verschiedensten Elemente in der Pflanzendecke der Grenzgegenden zwischen zwei Vegetationszonen. Wir werden noch weiter Beispiele einer solchen Durchdringung sehen. Hier wollen wir nur darauf hinweisen, daß in den Nadelwäldern die borealen Elemente vorherrschen, auch in der Tundra der Subarktis sind es die borealen Elemente, die vorherrschen, während in der Tundra der eigentlichen Arktis die arktisch-alpinen und arktischen Elemente vorherrschend sind. Doch kommen diese letzteren auch in den Vereinen der Nadelwälder vor. So weist CHELOUDIAKOVA (1938) darauf hin, daß in den von ihr beobachteten aus *Larix daurica* bestehenden Waldinseln in der Tundra am Unterlauf der Indigirka die Feldschicht aus borealen Elementen, wie *Ledum palustre*, *Empetrum nigrum* u. a., besteht, sowie aus arktischen Elementen und arktisch-alpinen Elementen, wie *Polemonium boreale*, *Hedysarum obscurum*, *Arctostaphylos alpina*. Diese Waldinseln sind Überreste der sich bis hierher einstmals erstreckenden Taiga, die arktischen und arktisch-alpinen Elemente sind als Überreste der einstigen arktischen Tundra anzusehen, oder sie sind später im Zuge der Klimaverschlechterung eingewandert.

Doch bei allen diesen Beweisen für eine Klimaänderung in der letzten Zeit dürfen wir nicht in den Fehler verfallen, diese als allgemeingültig für den ganzen Norden anzusehen, wie es auch TICHOMIROW (1941) anführt. Dies sehen wir am angeführten Beispiel in den nördlichen Rocky Mountains, wo keine merkliche Klimaänderung festgestellt werden konnte, während sie an anderen Stellen jedenfalls vorhanden ist. GORODKOW (1937) spricht von einer gleichzeitigen Vorrückung der Tundra (Klimaverschlechterung) in Europa, bei einem Vorrücken des Waldes (Klimaverbesserung) in Alaska. Es ist daher nicht unmöglich, daß wir es jetzt nur mit einer lokalen, nicht mit einer allgemeinen Klimaänderung zu tun haben, die überall gleichzeitig im gleichen Sinne verläuft.

3. Klimaperioden der Vergangenheit.

Neben den kleinen Klimaschwankungen, wie es die jetzige Klimaverbesserung ist, gibt es noch die Klimaperioden, die großen Schwankungen, die nach dem Ende der großen Eiszeit einsetzten und die großen

Verschiebungen der Landschaftszonen und mithin auch der Vegetation bedingten. Als Zeugen früherer langandauernder warmer Klimaperioden kommen vor allem die im Norden erhaltenen Reliktenvereine in Betracht, dann Reliktenpflanzen, Florenelemente aus wärmeren landschaftlichen Zonen und schließlich Pflanzen, die ihrem Bau nach als Abkömmlinge, als Überreste wärmerer Perioden angesehen werden können, obgleich sie jetzt ihr Hauptverbreitungsgebiet im kalten Klima des Nordens haben. Schließlich kommen noch die Ergebnisse der Pollenanalyse hinzu, die uns einen Aufschluß über die größeren Klimaschwankungen geben können.

Wenn wir mit den Reliktenvereinen beginnen wollen, so müssen wir darauf hinweisen, daß es oft nicht leicht festzustellen ist, ob ein solcher Verein als Relikt aus einer Periode kleinerer oder größerer Klimaschwankung anzusehen ist. Wir erwähnten die Waldinseln in der Tundra, die sicher als Relikte kürzerer Wärmeperioden angesehen werden können, insbesondere wenn sie unweit der polaren Waldgrenze liegen. Wesentlich wird bei der Beurteilung dieser Frage immer die Zusammensetzung der Pflanzendecke sein. Besteht sie aus borealen Elementen inmitten einer aus arktischen und arktisch-alpinen Elementen zusammengesetzten Pflanzendecke, so haben wir es sicher mit einem Relikt aus einer der großen weit zurückliegenden Klimaperioden zu tun. Besteht aber die Pflanzendecke aus borealen Elementen inmitten einer Vegetation, in der ebenfalls die borealen Elemente vorherrschen, wie es mit den Waldinseln in der subarktischen Tundra der Fall ist, so können wir sicher von einem Relikt sprechen, der einer der kleineren Klimaschwankungen sein Dasein verdankt.

Auf Nowaja Semlja gibt es z. B. kleine, mit *Sphagnum* bewachsene Hochmoore, die wir jedenfalls als Überreste einer wärmeren Klimaperiode deuten können. Sie werden von REGEL (1935) in Belushja Guba, Malyja Karmakuly, Matotschkin Schar beschrieben, auch EKSTAM (1896) spricht von einem solchen Moor an letzterer Stelle. Es ist die Vegetation des subarktischen Hümpelmoores mit *Sphagna*, *Rubus Chamaemorus*, *Vaccinium Vitis idaea*, *Dicranum*, *Ochrolechia tartarea*. Auch bei Krestwaja Guba, also noch weiter im Norden, wird von KUDRJASCHOW (1925) und von DOKTUROWSKI (1932) ein Moor mit *Sphagnum squarrosum* beschrieben, das allerdings von einer lehmigen Moräne bedeckt ist. Nach letzterem bildet sich auf Nowaja Semlja und in der Karischen Tundra überhaupt kein Torf mehr, was aber von ZUBKOW (1932) bestritten wird, da an der Westküste der Gänsehalbinsel auf der südlichen Insel von Nowaja Semlja Neubildung von Torf stattfindet, nur daß diese bei einer geringen Mächtigkeit des Torfes aufhört. Auf der Gänsehalbinsel wird der Torf nicht über 25 bis 30 cm dick. Anderseits herrschen auf Nowaja Semlja die verschiedenen Formen der Kältewüste vor, vor allem die Polygon- oder Fleckentundra und nicht die Formen der Tundra mit

geschlossener Pflanzendecke, zu denen auch die Torfmoore gehören. Torfablagerungen, die bis zu 1 m mächtig sind, erwähnt CHELOUDIAKOVA (1938) in der Tundra Ostsibiriens an der Indigirka. Es sind Überreste aus der Taiga, die sich einst viel weiter nach Norden hin erstreckte. Übrigens sprechen sie und TJULINA (1937) von wellenförmigen Schwankungen der Waldgrenze im Postglazial. Der Wald rückte mehrfach auf die Tundra vor und zog sich dann wieder zurück.

Doch auch in anderen Breiten finden wir Sphagnummoore, die wir als Relikte ansehen können, wie z. B. bei Mugodshary im Gebiet der *Stipa*-Steppe in der Gegend des in das Kaspische Meer fließenden Emba-Flusses (siehe RUSANOW 1948). Hier sind es *Sphagnum subsecundum, Sphagnum teres* und *Sphagnum centrale* und unter den Blütenpflanzen *Comarum palustre, Salix pentandra, Carex chordorrhiza, Dryopteris Thelypteris, Salix cinerea, Drosera rotundifolia, Parnassia palustris* u. a., die auf einer mächtigen Schicht Seggentorf wachsen. Es sind also Moore anderen Charakters als die auf Nowaja Semlja, die aber nichtsdestoweniger aus einer Zeit stammen, als die nordische Flora viel weiter nach Süden reichte als jetzt und die hinsichtlich ihrer Zusammensetzung des Bestandes an Florenelementen sich vollständig von der Vegetation der umgebenden Steppe unterscheidet.

Als Relikte aus einer wärmeren Klimaperiode könnten wir daher auch die Waldinseln in der Tundra sowie auch die in den Tälern der Flüsse weit nach Norden hinein sich erstreckenden Gehölze ansehen, die von vielen Forschern (MIDDENDORFF 1864, SOMMIER 1898, TANFILJEW 1911) beschrieben worden sind. Sie haben sich überall dort erhalten können, wo der ebene Boden nicht versumpft ist und sich die sumpfigen Vereine der Tundra, die Tundramoore, nicht ausgebreitet haben. Da jedoch das Versumpfen der an der polaren Waldgrenze verbreiteten Wälder auch ohne eine Klimaveränderung vor sich gehen kann, wobei dort, wo der Boden nicht versumpft wird, der Wald in der Form einer Waldinsel erhalten bleibt, so können wir das Vorkommen von Waldinseln in der Tundra unweit der polaren Waldgrenze nicht immer als Relikt aus einer wärmeren Klimaperiode ansehen. Auch die in den Flußtälern sich erstreckenden Wälder sind nicht immer Relikte aus einer warmen Klimaperiode. Sie sind es nicht, wenn die Wasserscheiden zwischen den Flüssen erst unlängst versumpft worden sind, sie sind es, wenn sie sich in einem tiefen Flußtal befinden, das ein wärmeres Klima aufweist als die dazwischen liegenden ebenen Flächen. Als Reliktenwälder möchte ich auch die an geschützten Stellen der Murmanküste zerstreuten Birkenwäldchen ansehen, die von den weiter südlich sich erstreckenden Wäldern abgeschnitten sind. So hat REGEL (1928) an der Mündung des Kola-Fjordes *Betuleta herbosa* und *Betuleto-Saliceta herbosa, Betuleta cornosa, Betuleta cornoso-myrtillosa* beschrieben, Birkenwäldchen findet man auch an

geschützten Stellen der Fischerhalbinsel und sonst an der Murmanküste, an Abhängen, wo die Versumpfungserscheinungen nicht auftreten können. Sie werden auch von KUJALA und anderen im Gebiete von Petsamo beschrieben, und BRAUN BLANQUET, SISSINGH und VLIEGER stellen die an der polaren Waldgrenze vorkommenden Birkenwälder in die Klasse der *Vaccinio-Piceeta*, wodurch ihre Verwandtschaft mit den borealen Waldvereinen bezeugt wird.

Die Zusammensetzung vieler Pflanzenvereine in der Subarktis gibt uns einen Hinweis auf deren Entstehung in einer wärmeren Klimaperiode, zumal in ihnen in großer, wenn nicht sogar in überwiegender Menge Vertreter des borealen Elements verbreitet sind. Weit verbreitet sind im wesentlichen Teil des eurasiatischen Nordens Gebüsche aus *Betula nana*, denen in dessen östlichem Teil solche aus *Betula exilis* entgegenstehen. REGEL (1941) beschreibt auf der Halbinsel Kola eine Reihe *Betuleta nanae*, die inselartig inmitten anderer Pflanzenvereine vorkommen, wie das *Betuletum nanae ericinosum*, das *Betuletum nanae chamaemorosum*, das *Betuletum nanae herbosum*. Auch von anderen Autoren werden solche an anderen Stellen der Subarktis beschrieben, sie kommen auch in den Wäldern unweit der polaren Waldgrenze vor, sowie auf den *Sphagnum*mooren der Waldgrenze. Es sind vor allem boreale Arten, die hier verbreitet sind, so daß die Gebüsche in genetischer Hinsicht so eng miteinander sowie mit den Wäldern und den Flechtenheiden der Tundra verbunden sind, daß SAMBUK (1932) folgende, wie er sagt, geographische Reihen aufstellt: das *Betuletum cladinosum boreale* → das *Betuletum nanae cladinosum polare* → das *Betuletum (tortuosae) cladinosum* → das *Betuletum (nanae) cladinosum* → das *Cladinetum*. Auf Grund des Reichtums der *Betula nana*-Vereine an borealen und, wie er sich ausdrückt, hypoborealen Arten, spricht TICHOMIROW (1946) die Ansicht aus, daß die weite Verbreitung dieser Vereine, insbesondere in den südlichen Teilen der Arktis — wir würden sagen in der Subarktis —, als eine Regression der Baumschicht in der Postglazialzeit aufzufassen ist.

Als Überreste einer wärmeren Klimaperiode können wir auch die in der Subarktis bzw. Arktis verbreiteten Weidengestrüppe ansehen, die noch an edaphisch günstigeren Stellen vorkommen, wie z. B. mit dichter Schneedecke, Fehlen oder tieferer Lage des Bodeneises, guter Drainage und Durchwärmung des Bodens im Sommer usw.

Die weite Verbreitung dieser *Saliceta* in der Tundra, darunter auch an den Alluvionen der Flüsse, stammt aus einer wärmeren Klimaperiode, nach TICHOMIROW wahrscheinlich aus dem postglazialen Wärmemaximum. Doch bilden die reinarktischen und arktisch-alpinen Arten eine Ausnahme, wie z. B. *Salix reticulata*, *Salix herbacea*, *Salix lanata*, *Salix polaris*, *Salix arctica*, *Salix glauca* u. a.

Mit den Vereinen aus Zwerg- und Spaliersträuchern verhält es sich ähnlich wie mit den *Betuleta nanae*. Wir finden in der Subarktis eine ganze Reihe Assoziationen, die sowohl in der subarktischen Tundra als auch in der Zone der Nadelwälder verbreitet sind, wobei viele von ihnen in der Hauptmasse die Feldschicht der Nadel- und Birkenwälder bilden. In phylogenetischer Hinsicht sind diese Zwerg- und Spaliersträucher, oder viele von ihnen, als Abkömmlinge von Arten der immergrünen tertiären Wälder aufzufassen, worauf u. a. schon KELLER (1938) hinwies. Dazu sind sie, auch in der Tundra, so eng mit den Moosen und Flechten des Waldes verbunden, daß man sagen kann, es sind die gleichen Vereine der Wälder, aber ohne Baumschicht, worauf zahlreiche Pflanzengeographen hinwiesen, wie wir es z. B. bei TICHOMIROW (1946) sehen können. Auch hier muß man die aus arktischen oder arktisch-alpinen Arten bestehenden Vereine aussondern, wie z. B. die aus *Dryas octopetala*, den *Cassiope*-Arten, *Arctostaphylos alpina*, *Phyllodoce coerulea*, *Loiseleuria procumbens*, deren Entwicklung anders verlaufen ist, da sie nicht aus den Wäldern, sondern, wie TICHOMIROW hinweist, von den Gebirgen der Paläarktis stammen. Dies sieht man auch aus der Zusammensetzung der Moos- und Flechtendecke, die ebenfalls aus arktischen oder arktisch-alpinen Elementen besteht.

Schließlich ist auch die Pflanzendecke der Moore der Tundrazone als ein Abkömmling der Moore der Waldzone anzusehen. Sie ist als eine Fortsetzung der borealen Moorkomplexe der Waldzone aufzufassen. Viele Moos- und Flechtenheiden der Tundra sind infolge einer Regression der Zwerg- und Spaliersträucher entstanden. Das postglaziale Wärmemaximum hinterließ in der Pflanzendecke der Arktis und Subarktis jedenfalls jetzt noch bemerkbare Spuren. Nach MORDWINOW (1939) soll es zwei solcher Maxima gegeben haben, während der die Grenzen der außerhalb der Tropen gelegenen Zonen weiter nach Norden hin verschoben wurden als sie es jetzt sind. Nach TICHOMIROW (1941) bedeckte damals die Waldzone das Gebiet der jetzigen Waldtundra und die südliche Unterzone der borealen Zone der Subarktis, die unserer Subarktis und dem südlichen Teil der Arktis entsprechen und deren Nordgrenze auf dem 69. bis 69,5. Breitengrade verläuft, also noch die Insel Waigatsch und die Südinsel von Nowaja Semlja umfaßt. Die Waldtundra erstreckte sich damals bis zur Nordgrenze der borealen Zone der Subarktis, also bis gegen den 69. bis 65,5. Breitengrad, d. h. bis zum südlichen Teil der Arktis nach unserer Auffassung. Sie bedeckte jedoch nicht die arktische Zone der Subarktis, die schon unserer Arktis entspricht. Mit anderen Worten, so sagt TICHOMIROW, verschob sich im osteuropäischen Sektor der Subarktis die Südgrenze der Zone nach Norden hin um 2 bis 2,5 Breitengrade, in West- und Ostsibirien betrug die Verschiebung 1 bis 2 Breitengrade mehr. In dieser Richtung hin verschob sich auch die Nord-

grenze der Subarktis, worüber jedoch wenig Angaben vorhanden sind. Bei dieser Verschiebung nach Norden hin nahmen die Gehölze teil, dann viele Kräuter, Sträucher und Zwergsträucher der Waldzone, jedoch sind die in den alten Torfmooren der Subarktis gefundenen und zu dieser Epoche gehörenden Moose mit wenigen Ausnahmen typische Vertreter der jetzigen Tundra. Die *Sphagna*, die für die Torfbildung in der jetzigen Waldzone charakteristisch sind, sind in jenen Mooren nur vereinzelt anzutreffen. Als die neue Klimaverschlechterung begann, die eine Verlagerung der Subarktis nach Süden hin bewirkte, starben die vorher nach Norden hin gewanderten Arten der Waldzone aus, oder aber sie blieben inmitten der Vegetation der Tundra erhalten. So beträgt nach TICHOMIROW die Zahl der im europäischen und westsibirischen Teil der Subarktis (d. h. im weiteren Sinne) noch jetzt vorhandenen borealen Arten mehr als 50.

Daß die Waldgrenze in den Gebirgen unweit der polaren Waldgrenze einst höher hinaufreichte als jetzt, bezeugen z. B. GORODKOW (1926) und SOCZAWA (1930) hinsichtlich der Polar-Ural und ANUFRIJEW (1920) und CZECZOTT (1925) hinsichtlich des Chibiny-Gebirges auf der Halbinsel Kola, wo Kiefernstümpfe oberhalb der Waldgrenze vorkommen. Im Führer für dieses Gebirge (1932) wird sogar angegeben, daß die Reste eines Kiefernwaldes noch in 510 m Höhe gefunden wurden, obgleich die Waldgrenze jetzt nur in 350 m Höhe verläuft.

Jedoch nicht überall im Norden ist das Vordringen der borealen Arten in gleichem Maße vor sich gegangen.

Besonders stark machte es sich in der Tundrazone Europas und Ostasiens bemerkbar. In der Tundrazone Europas ist nach TICHOMIROW der Anteil der borealen Arten so stark und der aus diesen bestehenden Pflanzenvereine so groß, daß man von „Wäldern ohne Bäume" sprechen könnte. Dies sehen wir auch aus den von REGEL (1923 bis 1928) u. a. gegebenen Pflanzenverzeichnissen. Es sind immer wieder die in der Waldzone so häufigen Zwerg- und Spaliersträucher sowie zahlreiche Kräuter, denen wir hier begegnen. In der Subarktis der Gegend am Anadyr in Ostsibirien ist nach TICHOMIROW das Vorwiegen der Waldelemente über die der Tundra in der Pflanzendecke charakteristisch.

Als Relikte aus einer warmen Klimaperiode würde ich auf Nowaja Semlja die borealen Elemente, wie *Equisetum arvense*, *Equisetum variegatum*, *Equisetum scirpoides*, *Lycopodium Selago*, *Cystopteris fragilis*, *Deschampsia caespitosa*, *Calamagrostis neglecta*, *Eriophorum vaginatum*, *Betula nana*, *Rubus Chamaemorus*, *Vaccinium uliginosum f. microphylla*, *Vaccinium Vitis idaea f. pumila*, *Pirola grandiflora*, *Primula farinosa*, *Campanula rotundifolia* und manche andere ansehen. STEFFEN gibt für die Insel Kolgujew, die schon zur Subarktis in unserem Sinne gehört, folgendes Verzeichnis von Arten „mit Ansprüchen an ein milderes

Klima", wie er sich ausdrückt. *Lycopodium annotinum*, *Salix arbuscula*, *Rumex aquaticus*, *Dianthus superbus*, *Cerastium arvense*, *Trollius europaeus*, *Delphinium elatum*, *Rubus arcticus*, *Geum rivale*, *Potentilla anserina*, *Geranium silvaticum*, *Cornus suecica*, *Archangelica officinalis*, *Vaccinium Myrtillus*, *Veronica longifolia*, *Pirola minor*, *Pirola grandiflora*, *Adoxa moschatellina*, *Solidago Virgaurea*, *Achillea Millefolium*, *Antennaria dioica*, *Elymus arenarius*, *Koeleria glauca*, *Anthoxanthum odoratum*, *Trisetum sibiricum*, *Deschampsia flexuosa*, *Calamagrostis phragmitoides*, *Carex brunnescens*.

Es sind also, was weiter nicht verwunderlich ist, in der Mehrzahl Arten, die zum borealen Florenelement gehören, das ja in der subarktischen Tundra vorherrschend ist.

GORODKOW (1946) nennt *Pirola grandiflora*, *Trollius asiaticus*, *Rubus arcticus* als Relikte der Wälder in der Tundra des eurasiatischen Nordens und *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*, *Empetrum nigrum* als solche früherer lichtere Wälder und Moore.

Dazu sind die Rassen zu erwähnen, die sich im Laufe der Abtrennung ausgebildet haben, wie z. B. *Empetrum hermaphroditum*, die kleinblättrige Form von *Vaccinium uliginosum*. Statt der in der Waldzone vorkommenden *Hylocomium proliferum* und *Dicranum majus* können wir in der Tundra die vikariierenden *Hylocomium alascanum* und *Dicranum condensatum* anführen.

Dasselbe ließe sich auch hinsichtlich der Zone der Tundra auf der Halbinsel Kola sagen, die ebenfalls in der Subarktis liegt. Was jedoch die Zone der Wälder daselbst anbelangt, so sind es hier die zahlreichen Vertreter des eurasiatischen Florenelements, das 14,53% aller Arten umfaßt, des europäischen Florenelements mit zirka 4,47% und des sibirischen Florenelements mit 6,07% (siehe REGEL 1941). Es sind Arten, die aus einer Zeit stammen, da die Nordgrenze der gemischten, aus Nadel- und aus Laubblättern bestehenden Wälder weiter nach Norden hin reichte, ja als diese vielleicht die Halbinsel Kola erreichte. Doch muß bei der Durchsicht der zu diesen Florenelementen gehörenden Arten Vorsicht geübt werden, da es darunter nicht wenige solche gibt, die ihre Verbreitung dem Menschen verdanken, wie es z. B. mit Wiesenpflanzen und Unkräutern der Fall ist.

Auf Grund der vorhandenen Verbreitungsangaben, die sich in erster Linie auf HJELT (1888 bis 1926) und REGEL (1923 bis 1928) stützen (siehe auch die Karte bei Regel 1941), lassen sich über die Verbreitung dieser Elemente auf der Halbinsel Kola folgende Angaben machen. Die Vertreter des eurasiatischen Florenelements finden wir in der Zone der Wälder, und zwar vor allem in den westlichen und südwestlichen Teilen des Landes. Insbesondere sind sie in der Imandra Lappmark häufig. Es sind also die wärmsten Gegenden der Halbinsel mit den höchsten

Sommertemperaturen, in denen sich die aus einer wärmeren Klimaperiode stammenden Pflanzen erhalten haben, soweit sie nicht später eingewandert sind oder durch den Menschen eingeschleppt wurden. So kommen im Südwesten vor: *Alopecurus pratensis*, *Apera spica venti*, *Dactylis glomerata*, *Festuca elatior*, *Platanthera bifolia*, *Lychnis Flos cuculi*, *Viola tricolor vulgaris*, *Hypericum quadrangulum*, *Lythrum Salicaria*, *Pimpinella Saxifraga*, *Cicuta virosa*, *Veronica Chamaedrys*, *Veronica officinalis*, *Rhinanthus major*. Andere Arten, wie *Ribes pubescens*, *Chrysanthemum Leucanthemum*, *Linaria vulgaris* und *Sorbus Aucuparia* kommen noch weiter im Osten, in der Lapponia Varsugae vor. Arten wie *Betula verrucosa*, *Bromus inermis*, *Fragaria vesca*, *Geranium pratense*, *Lathyrus pratensis*, *Vicia silvatica*, *Vicia Sepium*, *Turritis glabra*, reichen an der Südküste der Halbinsel bis in die im Osten liegende Lapponnia ponojensis hinein. Schließlich gibt es einige Arten, die im Westen bis nach Norden hin reichen, wie *Vicia Cracca*, *Paris quadrifolia*, *Daphne Mezereum*, *Glechoma hederacea* u. a. Ähnlich steht es mit den Vertretern des europäischen Florenelements. Auch diese kommen, wie z. B. *Holcus lanatus*, *Lolium perenne*, *Bromus arvensis*, *Carex lepidocarpa*, *Orchis incarnatus*, *Helianthemum Nummularium*, *Polygala amarella*, *Galium Mollugo* im Westen vor, andere erstrecken sich nach Osten, wie *Sedum acre*, *Lathyrus vernus*, *Crepis paludosa*. Viele Arten jedoch, darunter auch solche in den vorliegenden Listen, verdanken ihre Verbreitung ausschließlich dem Menschen. Jedoch sind manche dieser Arten vielleicht später aus südlicheren Gegenden eingewandert, denn nicht immer darf man von Relikten sprechen, es gibt Arten, deren ökologische Valenz so breit ist, Vouk (1939, 1948) spricht in diesem Falle von Eurytypen, daß sie, obwohl sich ihr Optimum in südlicheren Breiten befindet, nichtsdestoweniger auch weit außerhalb ihres eigentlichen Verbreitungszentrums ein gutes Wachstum aufweisen und sich ausbreiten können. Dies betrifft insbesondere solche Vertreter der genannten Elemente, die auf der Halbinsel Kola überaus häufig verbreitet sind. Es ist eben nicht immer leicht festzustellen, was als Relikt und was als späterer Einwanderer anzusehen ist.

Relikte einer früheren Wärmeperiode mit trockenem Klima sind auch die wenigen im Norden vorhandenen pontischen Elemente[1]. Allerdings haben sich viele von diesen erst mit der menschlichen Kultur ausgebreitet, bei der Rodung der Wälder und der damit verbundenen Schaffung von Kultursteppen, doch trifft dieses alles im Norden kaum zu und erst mit der Ausbreitung der Feldkulturen haben sich hier einige unserer ursprünglich aus dem Mittelmeergebiet stammende Unkräuter, wie z. B. *Centaurea cyanus* oder Kosmopoliten, wie *Chenopodium album* u. a. aus-

[1] Eigentlich „kontinentale Elemente“.

breiten können. Doch sind es immerhin nur ganz wenige. Doch gibt es pontische Elemente im Norden, die jedenfalls nicht durch den Menschen verbreitet worden sind, sondern die als Relikte angesehen werden können, da sie an natürlichen, vom Menschen unbeeinflußten Standorten vorkommen. Nehmen wir als Beispiel die Halbinsel Kola, so sehen wir hier folgende pontische Arten: *Alopecurus ventricosus* (an der Meeresküste), *Carex ericetorum*, *Dianthus arenarius*, *Silene tatarica*,* *Gypsophila fastigiata*,* *Ranunculus polyanthemos*, *Pirola chlorantha* und *Veronica longifolia*. Hierher gehört vielleicht auch *Thymus Serpyllum*. Die mit * bezeichneten Arten sind nur im Westen verbreitet.

Charakteristisch ist hier *Gypsophila fastigiata*, die nur an einer Stelle am Imandra-See gefunden wurde. Sie ist ein typischer Vertreter der kräuterreichen Kiefernwälder, der Kiefernwälder mit hainartiger Vegetation, wie sie in Litauen (REGEL 1948) und Estland (LINKOLA 1930) beschrieben werden und wie sie weiter im Osten häufig sind. Auch *Dianthus arenarius*, *Pirola chlorantha* und *Carex ericetorum* kommen in solchen Wäldern vor, auch wenn *Dianthus arenarius* auf der Halbinsel Kola jetzt an anderen Standorten, wie z. B. am Meeresstrand, verbreitet ist. Jedenfalls sind es Arten, die aus einer Zeit stammen, als die hainwaldartigen Kiefernwälder bis auf die Halbinsel Kola hinaufreichten.

Eine besondere Gruppe Pflanzen, die wir ebenfalls als Relikte aus einer wärmeren Periode deuten können, sind verschiedene Geophyten, also zu einer physiognomischen Form gehörende Gewächse, die, wie TOLMATSCHEW in seiner „Flora der Halbinsel Taimyr" hervorhebt (1932) „einem jedenfalls überlebten Typus" angehören. Es sind Arten mit mächtigem verdicktem, fleischigem Rhizom oder mit unterirdischen verdickten Stengeln, mit Knollen, Zwiebeln usw., jedenfalls Arten, die man eher in wärmeren Gegenden vermuten würde. Eine ganze Reihe dieser Arten reicht an der Westküste des Taimyr bis an die äußerste Nordgrenze, d. h. des Kontinents, d. h. bis 76° 12′, ja bis zum Kap Tscheljuskin (77° 43′). Unter solchen Arten zählt TICHOMIROW (1947) folgende auf: *Rhodiola rosea*, *Parrya nudicaulis*, *Sieversia glacialis*, *Potentilla emarginata*, *Saussurea Ledebourii*, *Lloydia serotina*, *Oxyria digyna*, *Pedicularis hirsuta*, *Pedicularis sudetica*, *Pedicularis Oederi*, *Pedicularis lanata*, *Melandrium affine*, *Eutrema Edwardsii*, *Polygonum viviparum*, *Saxifraga cernua*. In den südlicheren Teilen der Tundra der Taimyr-Halbinsel zählt TICHOMIROW noch *Taraxacum arcticum*, *Taraxacum macillentum*, *Polygonum Bistorta*, *Potentilla Crantzii*, *Delphinium cheilanthum*, *Pachypleurum alpinum*, *Astragalus umbellatus*, *Oxytropis nigrescens*, *Hedysarum obscurum*, einige *Artemisia*-Arten. Dann kommen im östlichen Teile der Arktis Pflanzen hinzu, wie *Claytonia tuberosa*, *Claytonia arctica*, *Claytonia acutifolia*, *Claytonia Escholtzii*, *Cardamine tenuifolia*, *Allium schoenoprasum*, *Corydalis arctica*, *Polygonum ellipticum*,

Polygonum tripterocarpum, Potentilla fragiformis, Potentilla elegans, und eine Reihe anderer.

Auf der Halbinsel Kola und im nördlichen Norwegen sind einige dieser Arten ebenfalls verbreitet.

Wann sind diese Geophyten in die Arktis bzw. Subarktis eingewandert? TICHOMIROW weist darauf hin, daß sich die mächtigen unterirdischen Organe nur in einem wärmeren Klima haben bilden können, auch weisen die verwandtschaftlichen Verhältnisse auf die Gebirge von Ostsibirien, Zentralasien, ferner auch auf die Gebirge Mitteleuropas hin, von wo sie in die Arktis in einer der Wärmeperioden des Quartärs gelangt sind und sich seitdem erhalten haben. Doch weist TICHOMIROW (l. c.) darauf hin, daß diese Einwanderung zu verschiedenen Zeiten vor sich gegangen sein mag. So sagt TOLMATSCHEW (1938), daß die relative Abgegrenztheit einiger arktischer *Oxytropis*-Arten die Meinung aufkommen läßt, daß diese vor der Nacheiszeit in die Arktis eingedrungen sind. GORODKOW (1939) meint sogar, daß sich die *Astragalus*- und *Oxytropis*-Arten auf den Hochgebirgen der Arktis noch aus den Zeiten vor der Eiszeit erhalten haben. Jedenfalls bilden diese Geophyten eine Pflanzengruppe, die als Zeugen einer in der Arktis längst verschwundenen Zeit mit gänzlich verschiedenen Bedingungen der Umwelt anzusehen sind. Daß sich einige dieser Geophyten aus der Zeit vor der großen Eiszeit erhalten haben, also aus dem Tertiär, wäre nicht so unwahrscheinlich, wenn wir in Betracht ziehen, daß es während der Eiszeit Nunatakers gegeben hat und mehr oder weniger weite eisfreie Stellen, wie z. B. in Ostsibirien. So ist auf der Wrangel-Insel eine frühere Vereisung nicht von allen Forschern als bewiesen betrachtet, jedenfalls scheint nach SACHS (1947) auch während der maximalen Vereisung an den Rändern die Möglichkeit für das Wachstum von Pflanzen vorhanden gewesen zu sein. Doch werden wir noch weiter auf diese Fragen zurückkommen.

Wenn wir von der Tertiärzeit sprechen, so dürfen wir nicht vergessen, daß die damalige Vegetation nicht nur aus breitblättrigen sommergrünen und aus immergrünen Gehölzen bestand, wie wir sie jetzt noch in der Kolchis und an anderen Stellen des Mittelmeergebietes finden. Es gab damals sicher auch Gebirge mit einer charakteristischen Gebirgsflora, mit tertiären Oreophyten, so wie es jetzt noch eine Gebirgsflora der Tropen oder der Mittelmeergebiete gibt. Auf diesen Gebirgen haben dann auch die betreffenden Gebirgspflanzen die Eiszeit überdauern können und sind dann später in die Ebenen hinabgewandert.

Es gibt jedoch außer den Geophyten noch andere Pflanzen, die wir ihrem ganzen Typus nach als abgeänderte Abkömmlinge älterer Typen ansehen können. Wir erwähnten schon, daß dazu nach KELLER viele Zwerg- und Spaliersträucher gehören. Eine Einteilung der in der Feldschicht der Nadelwälder des europäischen Rußlands vorkommenden

Pflanzen in genetisch verschiedene Gruppen gibt KORCHAGIN (1946). Die boreale Gruppe, die von der arkto-tertiären Turgai-Flora abstammt, um den von KRISCHTOFOWITSCH geschaffenen Ausdruck zu gebrauchen, besteht aus Pflanzen, die sich an das rauhere boreale Klima und die Umwelt der Taiga angepaßt haben. Hierher gehören Arten wie *Oxalis acetosella*, *Majanthemum bifolium*, *Equisetum silvaticum*, dann Arten der Gattungen *Geranium*, *Calamagrostis*, *Melampyrum*, *Trientalis europaea* u. a. Die Gruppe der sog. nemoralen oder Hainwald-Arten umfaßt Pflanzen, die am Ende der Tertiärzeit in Mittel- und Südeuropa aus einer Mischung von Vertretern der Turgai- und der Mittelmeerflora entstanden sind, wie *Aegopodium Podagraria*, *Pulmonaria mollissima*, *Asarum europaeum*, *Asperula odorata* u. a. und die für die Edellaubwälder charakteristisch sind. Diese Pflanzen fehlen dem eigentlichen Norden.

Die Gruppe der subarktischen oder subpolaren Pflanzen hingegen besteht aus arktotertiären Arten, die beim Vorrücken der Tundra gegen die Waldzone in die Umweltsbedingungen der Arktis geraten sind, wie *Betula nana*, *Salix glauca* u. a.

Zur Gruppe der tropoborealen und der tropoarktischen Pflanzen gehören Arten, die von immergrünen Formen der tropischen Wälder abstammen, die aber jetzt in den Wäldern des Nordens, in der Tundra und auf den Gebirgen wachsen. Von diesen, es sind Vertreter der Familien der *Ericaceae*, der *Pirolaceae* und der *Empetraceae*, haben einige, wie *Vaccinium Myrtillus* und *Vaccinium uliginosum* sich in laubabwerfende Arten umgewandelt. Die troporeale Gruppe enthält Arten, die jetzt in den Nadelwäldern vorkommen, die tropoarktische jedoch besteht aus solchen, die in der Tundra verbreitet sind.

Ein gewisser Grundstock der jetzt im Norden vorkommenden Flora stammt jedenfalls nach STEFFEN frühestens aus der zweiten Hälfte der Tertiärzeit. Es sind die gleichen Arten, oder aber, wie wir soeben erwähnten, es sind Arten, die von im Tertiär vorhandenen Arten abstammen. Darunter gibt es nicht wenige tertiäre Oreophyten, die sich an während der Eiszeit vom Eise nicht bedeckten Stellen erhalten haben. Darauf, daß es solche Stellen gegeben hat, haben wir schon hingewiesen. STEFFEN (1937) spricht von eiszeitlichen Refugien für die Vegetation, in Nordamerika, auf Grönland und Island, Fennoskandien und Kola, dem Barentssockel, wie er sich ausdrückt, d. h. Nowaja Semlja, Waigatsch und Kolgujew, die während der Wärmeeiszeit keine zusammenhängende Eisdecke aufwiesen. Nach LYNGE (1933) war das nördliche Spitzbergen während der letzten Eiszeit eisfrei. Es konnten daher zahlreiche Pflanzen an solchen eisfreien Stellen die ganze oder wenigstens einen Teil der Eiszeit überdauern.

Uns interessiert hier vor allem die Möglichkeit der Refugien im nördlichen Fennoskandien, speziell auf der Halbinsel Kola. WILLE (1905) weist auf das Vorhandensein solcher eisfreien Stellen in Norwegen hin,

worauf er den Schluß zieht, daß das arktische Element in der norwegischen Flora nicht ausschließlich postglazialen Ursprunges ist, sondern an Ort und Stelle die Eiszeit überdauert hat. Nach Th. Fries (1913) waren es zwei gesonderte eisfreie Stellen an der Westküste von Norwegen, nach Elfstrand (1927), der die *Hieracia* untersuchte, lagen sie auf dem Dovre Field und im nördlichsten Teile von Norwegen, schließlich beweist Nordhagen (1935) an Hand der Verbreitung zahlreicher arktischer und alpiner Arten das Vorhandensein eisfreier Stellen im Norden der skandinavischen Halbinsel, die auch wie die Lofoten, während der Maximalausbreitung der europäischen Gletscher eisfrei waren.

Was die Halbinsel Kola anbelangt, so zogen sich die eisfreien Stellen nach Ramsay (1900) von der Fischerhalbinsel und Kildin über einen beträchtlichen Teil der Halbinsel hin. Dies ist auch aus der Verbreitung gewisser Elemente ersichtlich.

Vergleicht man nämlich die auf der Halbinsel Kola vorkommenden Vertreter des arktischen und des arktisch-alpinen Elements, so sehen wir, daß diese in zwei Gruppen zerfallen. Die eine, wie z. B. *Cassiope tetragona, Cassiope hypnoides, Dryas octopetala, Papaver radicatum, Alchemilla alpina, Thalictrum alpinum*, sind ausschließlich auf den zirka 1000 m hohen Gebirgen verbreitet, oder aber an der Meeresküste dort, wo es, wie auf der Fischerhalbinsel, auf der Insel Kildin, bei Orlow im Osten, sedimentäre Gesteine gibt. Siehe die Karten bei Regel 1941. Es sind zum Teil die Gegenden, die von Ramsay als vom Eise nicht bedeckt angegeben werden, die hohen Gebirge muß man als Nunataker ansehen, während die niedrigeren offenbar vom Eise bedeckt waren. Denn auf ihnen, sowie auf dem übrigen Gebiet der Halbinsel Kola, finden wir die übrigen Vertreter des arktisch-alpinen und des arktischen Elements. Wir würden sagen: die Pflanzen der ersten Gruppe sind dort verbreitet, wo der Boden wenigstens während der ersten Eiszeit eisfrei war, sie sind Relikte aus einer älteren Periode, sie haben die Eiszeit an Ort und Stelle überdauert. Die Pflanzen der zweiten Gruppe sind Arten, die später aus anderen Gegenden nach Abschmelzen des Eises eingewandert sind und sich über die Halbinsel ausgebreitet haben. Es gibt aber sicher noch manche andere Arten, die die Eiszeit an eisfreien Stellen überdauert haben. Zu solchen gehört u. a. die in Fennoskandien vorkommende *Carex norvegica*, die nach Kalela (1944) in mehreren „norwegischen Refugien sowohl im Süden wie im Norden die letzte Eiszeit überwinterte und von diesen ausgehend ihr heutiges fennoskandisches Areal erreicht hat“. Zu solchen gehören auch einige rein arktische Arten, wie *Phippsia algida, Eutrema Edwardsii* u. a. die den Hochgebirgen fehlen, jedoch in den Randgebieten an der Nord- und Ostküste der Halbinsel vorkommen.

Als letztes Zeugnis größerer Klimaschwankungen in der Postglazialzeit kommen die Ergebnisse der Pollenanalyse in Betracht. Nach Solo-

NEVICZ (1940), der die Ergebnisse der pollenanalytischen Untersuchungen auf der Halbinsel Kola zusammenstellt, ist die jetzige Verbreitung der Kiefer auf dieser Halbinsel der Überrest eines einst weiteren Verbreitungsgebietes, das durch die Einwanderung der Fichte eingeengt worden ist. Ein Profil von Umba an der Südküste der Halbinsel bis nach Gawrilowo an der Küste des Eismeeres zeigt uns deutlich, daß im Boreal, außerhalb der marinen Transgression die Birke vorherrschte, die jetzt noch bei Gawrilowo sich als Birkenwaldzone erhalten hat. Als Relikte aus jener kälteren Klimaperiode kämen die *Betuleta cornosa*, die *Cornus suecica*-reichen Birkenwälder und die *Betuleta cornosa-myrtillosa*, die *Cornus suecia* und *Vaccinium Myrtillus*-reichen Birkenwälder in Betracht, die sich außer in der Zone der Birkenwälder außerhalb dieser stellenweise an der Südküste des Weißen Meeres (REGEL 1938) erhalten haben, ferner vielleicht auch das Birkengebüsch mit *Cornus suecica* in den Stockholmer Schären (REGEL 1927). In die atlantische Zeit und das Subboreal fällt das Vorherrschen der Kiefer, die sich stellenweise bis jetzt erhalten hat, soweit sie nicht in der subatlantischen Zeit an vielen Stellen durch die Fichte verdrängt wurde, an anderen sich aber im Kampfe mit dieser befindet. In diese Zeit fällt wohl die Ausdehnung der wärmeliebenden Elemente, der eurasiatischen usw. und des pontischen und die Ausbildung der einst hier verbreiteten kräuterreichen *Pineta*. In diese Zeit fällt auch die weite Ausdehnung des borealen Florenelements nach Norden hin, als sich die Taiga weiter nach Norden ausbreitete und als dessen Überrest sich weiter im Norden, wie z. B. auf Nowaja Semlja, die subarktischen Torfmoore erhalten haben.

Für das Gebiet von Petsamo, das jetzige Petschenga, besitzen wir eingehendere Untersuchungen von AUER (1927) und von AARIO, die uns an Hand von Pollenanalysen das Vorhandensein von verschiedenen Klimaperioden bestätigen. Die ältere Litorina-Periode bildet den Gipfelpunkt der Wärmeperiode, dabei ist es trocken, während in der älteren Limnaea-Zeit das Klima hauptsächlich feucht und ziemlich kühl war. Jedenfalls wechseln wärmere und kältere Perioden miteinander ab, als deren Zeugen wir außer den Pollenfunden auch noch die Reliktenvereine und die Pflanzenrelikte ansehen können. Rätselhaft sind die Funde von *Tilia* auf den im Petsamo-Fjorde gelegenen Heinasaaret, den Ainowi Inseln der Russen, die jetzt überhaupt keine Waldvegetation tragen, sowie auch an einigen Stellen des mit Tundra bedeckten Festlandes. Daß das Klima hier einst so warm gewesen, daß die Linde im Postglazial am Ufer des Eismeeres hat wachsen können, ist wohl ausgeschlossen, obwohl auch Pollen der Ulme vorgefunden wurde, also eines anderen Edellaubbaumes. Doch gehört die Ulme zu den windblütigen Bäumen, so daß ein Ferntransport des Pollens vielleicht möglich wäre, was bei der insektenblütigen Linde bis dahin wohl sehr unwahrscheinlich ist, wenigstens wenn wir die jetzigen Vorkommen der

Linde berücksichtigen, deren Nordgrenze im mittleren Finnland verläuft. Doch scheint sie, wenigstens stellenweise auf der Halbinsel Kola vorgekommen zu sein, hat doch Lawrowa im Jahre 1932 in einem Torfmoor des Chibiny-Gebirges (Umptek) in großer Menge Pollen der Linde gefunden (siehe hierüber Fridolin 1936). Vielleicht käme von hier aus ein Ferntransport des Pollens nach den Heinasaaret, die zirka 150 km entfernt liegen, in Betracht, wenn nicht andere näher liegende Pollenvorkommen gefunden werden. Daß aber das Vorkommen des Lindenpollens in Chibiny von dort wachsenden Bäumen herrührt, und nicht von von ferne transportierten Pollen herrührt, ersehen wir daraus, daß das Chibiny-Gebirge in der Lapponia Imandrae gelegen ist, in der, wie erwähnt wurde, die meisten eurasiatischen Elemente vorkommen, die ja als Relikte einer wärmeren Periode gedeutet werden können. Jedenfalls zeigen uns diese Funde, der Lindenpollen und die Relikte einer wärmeren Zeit, daß das Klima der Halbinsel Kola einst bedeutend wärmer gewesen ist, daß hier Edellaubbäume wuchsen und damit auch zahlreiche Vertreter des europäischen, des eurasiatischen und des sibirischen Elements hier verbreitet waren, von denen sich ein Teil noch als Relikte erhalten haben.

4. Schlußbetrachtungen.

Als Ergebnis des hier Dargelegten ersehen wir, daß die beim ersten Blick so einheitlich aussehende Vegetation des eurasiatischen Nordens in Wirklichkeit als Ergebnis einiger großer und zahlreicher kleinerer Klimaschwankungen aufgefaßt werden kann, und nicht als Produkt der Umwelt allein, der Ökologie. Es ergibt sich eine Durchdringung der verschiedensten Elemente, die ohne die Klimaschwankungen nicht verstanden werden kann. Dazu kommt noch die verschiedene Herkunft der Vegetation, von der ein Grundstock sich aus dem Tertiär erhalten hat und zum Teil an Ort und Stelle die Eiszeit überdauerte. Es sind klimatische Relikte, mit denen wir es zu tun haben, im Sinne von Clements (1934), wenn er von der Reliktmethode in der dynamischen Ökologie spricht. Zu diesen Pflanzenrelikten treten aber noch die Reliktvereine hinzu, die inmitten einer gänzlich verschiedenen Umwelt von anderen, jetzt verschwundenen klimatischen Bedingungen zeugen.

Dazu kommt noch die im Norden bis jetzt viel zu wenig angewandte Methode der Pollenanalyse, die dort, wo sie angewandt wurde, ganz überraschende Ergebnisse zeigte.

Literaturverzeichnis.

Aario, L.: Waldgrenzen und subrezente Pollenspektren in Petsamo Lappland. Annales Academiae Scient. Fennicae Ser. A. Tom. LIV Nr. 8. Helsinki 1940.

— Polardämon und Klimaverbesserung. Terra 53. Helsinki 1941. Finnisch mit deutscher Zusammenfassung.

AARIO, L.: Über die Wald- und Klimaentwicklung an der lappländischen Eismeerküste in Petsamo. Annal. Botan. Soc. Zool. Botan. Vanamo Tom 19 Nr. 1. Helsinki 1943.

ANDREJEW, N. P.: Sewernyj Ledowityj Okean. Materialy po gidrologii sobrannyje w period s 1889 po 1893 god. Sap. I. R. G. O. po obschtschej Geografii XXXIV St. Petersburg 1900. Russisch.

ANDREJEW, W.: O rastitelnosti jugowostotschnogo Kanina. Trudy poljarnoij kommisii Nr. 20. Akadem. Nauk Leningrad 1934. Russisch.

ANUFRIJEW, G.: Bolota Kolskogo Poluostrowa. Raboty potschwenno-botan. Otdel. Kolskogo Polustr. 1920 g. III. Leningrad 1922. Russisch.

AUER, V.: Untersuchungen über die Waldgrenzen und Torfböden in Lappland. Commun Inst. Quaest. Forest. Finland. ed. 12 Nr. 4. Helsinki 1927.

BERG, L.: Urowenj Kaspija i uslowija plawanija w Arktike. Izw. Wseros. geograf. obtsch. 75. wyp. 4. Leningrad 1943. Russisch.

BIRULA, A.: Otscherki iz shizni ptitz poljarnogo pobereshja Sibiri. Zap. Akadem. Nauk USSR po Fiz.-mat. otdel. 18. Nr. 2 Nautschnyje rezult. russkoj polj. eksped. 1900—1903. Otd. E. Zoologija I w. 2. St. Petersburg 1907. Zitiert nach TICHOMIROW 1948.

BISTRAM, R.: Ausbau der arktischen Sowjetetappe Schiffahrt- und Flugweges in der sibirischen Arktis. Osteuropa 12 Königsberg Pr. 1936—1937.

BLÜTHGEN, J.: Beiträge zur Pflanzengeographie von Nordlappland. Zeitschr. Gesellsch. Erdkunde. Berlin 1938.

BÖTHLINGK, W.: Bericht einer Reise durch Finnland und Lappland. Bull. Scient. Académ. Impér. Sciences de St. Pétersbourg VII. St. Petersburg 1840.

BRANDT, A.: Über den Einfluß des Klimas auf die Pflanzendecke der Moore. Terra 60. Nr. 2. Helsinki 1948.

BRAUN-BLANQUET, J., SISSINGH, G., und VLIEGER, J.: Prodromus der Pflanzengesellschaften Fasz. 6. Klasse der Vaccinio-Piceeta. Montpellier 1939.

BREITFUSS, L.: Die Erforschung des Polargebietes Russisch-Eurasiens. Petermanns Geogr. Mitteil. Ergänzungsh. 188. Gotha 1925.

— Eiszustand im Barentsmeer in den Jahren 1895—1925. Arktis 1, Heft 3/4, 1928.

— Der sibirische Seeweg. Osteuropa 6. Königsberg Pr. 1930.

CHELOUDIAKOWA, V.: Végétation du bassin de l'Indighirka. Sovietskaia botanika Nr. 4—5. Mosqua-Leningrad. Russisch.

CLEMENTS, FR.: The Relict Method in Dynamic Ecology. Journal od Ecology XXII, Nr. 1. Cambridge 1934.

CZECZOTT, H.: Lesa sapadnoga sklona Chibinskich gor i okrestnostei Murmanska. Raboty Potschw.-botan. Otdel. Kolskogo Polustr. Sewern. eksp. V. Leningrad 1925. Russisch.

DOKTUROWSKI, W.: Die Torfmoore. Moskau 1932. Russisch.

DUBROWSKI, A.: Treska w Karskom more. Priroda 1941, Heft 6.

EKSTAM, O.: Neue Beiträge zur Kenntnis der Gefäßpflanzen Nowaja Semljas. Botan. Jahrb. 22. Leipzig 1896.

ELFSTRAND: Var hava Fanerogamarna växter overlevat sista Istiden i Skandinavien (?). Svensk Botan. Tidskrift XX. Stockholm 1927.

ENGLER, A.: Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. Leipzig 1879.

FRIDOLIN, W.: Differencialnaja fenologija u iskljutschitelnij 1934 god w Chibinskoj goznoj strane. Izw. geogr. obschtsch. 68, Nr. 1. Leningrad 1936.

FRIES, TH.: Botanische Untersuchungen im nördlichsten Schweden. Uppsala und Stockholm 1913.

GORODKOW, B.: Poljarnyj Ural w werchowjach Obi. Leningrad 1926. Russisch.

GORODKOW, B.: Les na poljarnom predele. Izw. geogr. obschtsch. 69. Heft 1. Leningrad 1937. Russisch.
— Existe-t-il une parenté entre la végétation des steppes et celle des toundras? Sovietskaia Botanika 1939. Nr. 6—7. Russisch.
— Essais de classification de la végétation des régions arctiques Sov. Botanika XIV, 1—2. Moscou 1946. Russisch.
GRIGGS, R. F.: The edge of the forest in Alaska and the reasons for its position. Ecology **15**. Brooklyn 1934.
— Timberlines in the Northern Rocky Mountains. Ecology **19**. Brooklyn 1938.
GRIGORJEW, A.: Poljarnyje granitzy drewesnoj rastitelnosti w Boschwesemelskoj i nekotorych drugich tundrach. Semlewedenije **26**. Wyp. 1—2. Moskau 1924. Russisch.
— Subarktika. Moskwa-Leningrad 1946. Russisch.
HAGERUP, G.: Studies on polyploid ecotypes of Vaccinium uliginosum. Hereditas 18. 1933.
HJELT, H.: Conspectus florae fennicae I—VI. Acta soc. pro fauna et flora fennica. Helsingfors 1888—1926.
HUSTICH, I.: Tallstudier sommaren 1939 i Enare och Utsjoki. Acta soc. Fauna et Flora Fenn. 62. Nr. 6. Helsingfors 1940.
— Trädens tillväxt i söder och norr i relation till den senaste klimafluktuationen. Terra 60. Nr. 2. Helsinki 1948.
Jahrbuch des Norwegischen Meteorologischen Institutes. Oslo.
KALELA, A.: Systematische und pflanzengeographische Studien an der Sektion Carex-Subsektion Alpinae Kalela. Acta Annales botanici Soc. zool. botan. Vanamo. **19**. Helsinki 1944.
KELLER, B.: Glawnyje tipy i osnownyje zakonomernosti w rastitelnosti SSSR. Vegetatio URSS I. Mosqua-Leningrad 1938. Russisch.
KERÄNEN, J.: Temperaturkarten von Finnland. Mitteil. der Meteorologischen Zentralanstalt des Finnischen Staates, Nr. 17. Helsinki 1925.
KIHLMAN, A. O.: Pflanzenbiologische Studien aus Russisch-Lappland. Acta Soc. Fauna et Flora fennica Vol. 6, Nr. 3. Helsingfors 1890.
KIRDE, K.: Change of Climate in the Northern Hemisphere. Scient. Papers. Met. Obs. Tartu, Nr. 2, 1938.
KORCHAGIN, A.: On the Principles of Classification of Forest Groupings. Volume Scientif. Works 1941—1943. Komarow Botanical Institute USSR Academy Science. Leningrad 1946. Russisch.
KUDRJASCHEW, W.: Torfjaniki Belushjago poluostrowa (Nowaja Semlja). Berichte wissenschaftl. Meeresinstitut **12**. Moskwa 1925. Russisch.
KUJALA, W.: Untersuchungen über die Waldtypen in Petsamo. Comm. Inst. Quaest. Forest. Finl. editae **13**. Helsingfors 1929.
KUZNETZOW, N. I.: Rastitelnost Jenisseijskoj tundry. Predw. otschet o botanitsc issledow. w Sibiri i w Turkestane w 1914 g. Petrograd 1916.
LINKOLA, K.: Über die Halbhainwälder in Eesti. Acta Forest. Fenn. **36**. Helsinki 1930.
LYNGE, B.: On Dufourea and Dactylina. Three arctic lichens. Skrifter om Svalbard og Ishavet. Nr. 59. Oslo 1933.
MARKUS, E.: Naturkomplexe. Sitzungsber. Naturf. Gesellsch. Dorpat XXXII.
Meteorologisches Jahrbuch für Finnland. Helsinki.
MIDDENDORFF, A.: Sibirische Reise. Band IV, Teil 1. St. Petersburg 1864.
MORDWINOW, A. I. K woprosu ob izmenenii klimata w nizowjach Jenisseja w posleledníkowoje wremja. Izw, AN. SSSR. Ser. geogr. i geofiz. 1939, Nr. 2. Russisch.

NEKRASOWA, T. P.: Reprodukcija jeli na Kolskom sewere. Botan. Journal XXXIII, Nr. 2. Moskwa-Leningrad 1948.

NORDHAGEN, R.: Om Arenaria humifusa Wg og dens betydning for utforskningen af Skandinaviens eldste flora element. Bergens Museums Aarbok 1935, H. 1. Naturvidenskaps rekke. Bergen 1935.

POHLE, R.: Pflanzengeographische Studien über die Halbinsel Kanin und das angrenzende Waldgebiet. Acta Horti Petropol. XXI. St. Petersburg 1903.

— Vegetationsbilder aus Nordrußland. Vegetationsbilder 5. Reihe. Jena 1908.

RAMSAY, W.: Über die geologische Entwicklung der Halbinsel Kola in der Quartärzeit. Fennia **16**, Nr. 1. Helsingfors 1900.

RAMSAY, W. u. POPPIUS, B.: Bericht über eine Reise nach der Halbinsel Kanin im Sommer 1903. Fennia **21**, Nr. 6. Helsingfors 1903—1905.

REGEL, C.: Die Pflanzendecke der Halbinsel Kola, I—III. Mémoires Faculté Sciences Université Lithuanie, I, III, IV. Kaunas 1923, 1927, 1928.

— Die Cornus suecica Assoziationen von Nordeuropa. Ergebn. Intern. Pflanzengeogr. Exkursion Schweden und Norwegen 1925. Veröffentl. Geobot. Institut Rübel in Zürich, 4. Heft. Bern 1927.

— Die Fleckentundra von Nowaja Semlja. Beitr. Biologie Pflanzen **20**. Breslau 1932.

— Die Reliktenvereine in der Arktis. Die Moore von Nowaja Semlja. Ibid. **23**. Breslau 1935.

— Pflanzensoziologische Studien aus dem nördlichen Rußland. IV. Von Archangelsk zum Onegasee. Ibid. **25**. Breslau 1938.

— Die Vegetationsverhältnisse der Halbinsel Kola. Repert. spec. novarum regni vegetabilis. Beibl. LXXXII. Dahlem bei Berlin 1941.

— Über einige bemerkenswerte Pflanzenvereine in Litauen. Österr. Bot. Z. **95**, H. 1. Wien 1948.

RENVALL, A.: Die periodischen Erscheinungen der Reproduktion der Kiefer an der polaren Waldgrenze. Helsingfors 1912.

— Om orsaken till depressionen af tallens skogsgräns. Finska Forstfören. Meddel. XXIX, häfte 5. Helsingfors 1912.

RUSANOW, F.: Sfagnowoje boloto w okrestnostjach Mugodshar. Priroda **9**. Moskawa 1948. Russisch.

SACHS, W.: Byli li w proschlom ledniki na o. Wrangelja? Priroda **36**, Nr. 12. Leningrad 1947. Russisch.

SAMBUK, F.: Les forêts du bassin de la Petschora. Trav. Mus. Botan. Acad. Sciences URSS XXIV. Leningrad 1932. Russisch mit deutscher Zusammenfassung.

SCHOKALSKI, J.: Recent Russian Researches in the Arctic Sea and in the Mountains of Central Asia. The Scott. Geogr. Mag. **52**. 1936.

SCHRENCK, A.: Reise nach dem Nordosten des europäischen Rußlands durch die Tundren der Samojeden zum arktischen Uralgebirge I und II. Dorpat 1848 und 1854.

SOCZAVA, W. B.: O bezlesii tundry. Trudy Leningr. obschtsch. jestest. otd. botaniki 68. w. 3. Leningrad 1941. Zitiert nach GRIGORJEW 1946.

SOCZAWA, W.: La limite extrême des forêts dans la région du cours supérieur de la rivière Liapine (Oural du Nord). Trav. Mus. Bot. Ac. Scienc. URSS XII. Leningrad 1930. Russisch.

SOLONEVICZ, K.: Notes sur la régression du pin en la péninsule de Kola. Geobotnica. IV. Acta Instit. Botan. Acad. Scient. URSS. Mosqua-Leningrad 1940. Russisch mit französischer Zusammenfassung.

SOMMIER, S.: Flora dell' Ob inferiore. Firenze 1896.

Söyrinki, N.: Studien über die generative und vegetative Vermehrung der Samenpflanzen in der alpinen Vegetation Petsamo-Lapplands. Annal. Bot. Soc. Zool.-Botan. Vanamo. Helsinki 1938.

Steffen, H.: Beiträge zur Flora und Pflanzengeographie von Nowaja Semlja, Waigatsch und Kolgujew. Beih. Botan. Centralbl. XLIV, Abt. II. Dresden 1928.

— Gedanken zur Entwicklungsgeschichte der arktischen Flora B. B. C. Beihefte Botan. Centralbl. LVI, Abt. B. Dresden 1937.

Suslow, S.: Geographical observations in the Yenisei forest tundra. Trudy fiz. geogr. **14**. Acad. Wissensch. URSS 1935. Russisch mit englischer Zusammenfassung.

Tanfiljef, G.: Die polare Grenze des Waldes in Rußland. Odessa 1911.

Tichomirow, B.: O lesnoj faze w poslelednikowoj istorii rastitelnosti sewera Sibiri i jeje reliktach w sowremennoj tundre. Mater. istorii flory i rastiteln. SSSR w. l. Izdan, Akademii Nauk. 1941. Russisch.

— K woprosu o dinamike poljarnogo i wertikalnogo predelow lesow w Jewrasii-Sow. Botanika 1941, Nr. 5—6. Moskau-Leningrad. Russisch.

— On the phylocoenogenesis of some vegetation formations of the Arctic Eurasia. Journ. botan. de l'URSS. XXXI, Nr. 6. Mosqua-Leningrad 1946. Russisch mit englischer Zusammenfassung.

— Rastenija geofity w Arktike kak pokazateli minuwschich fiziko-geografitschetskich uslowij. Priroda **36**. Nr. 11. Leningrad 1947. Russisch.

— O geografitscheskom rasprostranenii bugrow-baidsharachow na sewere Ewrasii. Priroda Nr. 1, 1948. Moskau 1948. Russisch.

Tichomirow, E.: In Problemy arktiki, 1938. Zitiert nach Grigorjew, 1946.

Tjulina, L.: Lesnaja rastitelnosti Chatangskogo rajona u jeje sewernogo predela. Trudy arkt. Instituta LXIII, wyp. 5—6. Leningrad 1937. Russisch.

— On the forest vegetation of Anadyr Land and its correlation with the Tundra. Transactions of the Arctic Institute **XL**. Geobotanic. Leningrad 1936. Russisch mit englischer Zusammenfassung.

Tolmatschew, A.: Flora zentralnoj tschasti wostotschnogo Taimyra 1. Trudy poljarnoj kommissii w. 8. 1932. Russisch.

— Relikty wo flore sowetskoj arktiki. 1938. Russisch.

Tulina siehe Tjulina.

Vouk, V.: Über die Kardinalpunkte des Lebens. Bull. Intern. Acad. Yougoslave Sciences et Beaux-Arts. Classe: Sciences math. et natur. XXXII. Zagreb 1939.

— Thermal vegetation and ecological Valence. Hydrobiologia. I. Nr. 1. Den Haag 1948.

Wagner, A.: Klimaänderungen und Klimaschwankungen. Braunschweig 1940.

Wille, N.: Über die Einwanderung des arktischen Florenelements nach Norwegen. Botan. Jahrb. System., Pflanzengesch. und Pflanzengeogr. **36.** Leipzig 1905.

Zimmermann, M.: Les anciennes colonies normandes du Groenland. Annal. Geogr. **35.** Paris 1926.

Zinserling, J.: Materialy k rastitelnosti sewero-wostoka Kolskogo poluostrowa. Akad Trudy sowescht. po issledow. jestst. proizw. sil. Akad. Nauk USSR. Kolskaja serija 10. Moskwa-Leningrad 1935. Russisch.

Zubkow, A.: Tundry Gusinoi Zemli. Trudy Bot. Muzeja AN SSSR. **25.** Leningrad 1932.

Zubow, N. N.: In Sowetskaia arktika 1935.